

Un lézard parthénogénétique à Madagascar? Description de *Lygodactylus pauliani* sp. nov. (Reptilia, Gekkonidae)

par Georges PASTEUR et Charles P. BLANC

Résumé. — Description de l'espèce nouvelle *Lygodactylus pauliani*, membre du phylum Occidental du genre à Madagascar, et peut-être thélytoque : la probabilité de présence de mâles, d'après l'échantillon, est inférieure à 0,004.

Abstract. — *A parthenogenetic lizard in Madagascar? Description of Lygodactylus pauliani sp. nov.* — A new mountain gecko from Madagascar, described under the name *Lygodactylus pauliani*, is perhaps thelytokous since the sample is of eight females (from three stations), knowing that 2^{-8} is smaller than 0.004. A member of the Occidental species supergroup of Malagasy *Lygodactylus*, *L. pauliani* differs from all other species in this supergroup by its unregenerated tail bearing ventral scales marked by subregular alternating (quincunxial) arrangement, rather than periodic scale motifs repeated with vertebrae. In Madagascar, only *Lygodactylus tuberifer*, from another supergroup, has also staggered undertail scales, but *L. tuberifer* has neither three symmetrically polygonal postmentals nor long contacts between first infralabials and the rear lobe of the mental plate, two usual traits of *L. pauliani*'s.

G. PASTEUR, *École Pratique des Hautes Études et Laboratoire des Reptiles et Amphibiens du Muséum, 25, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 5.*

C. P. BLANC, *Laboratoire de Zoogéographie, Université Paul-Valéry, 34032 Montpellier.*

Il y a encore un quart de siècle, l'hypothèse que les espèces de reptiles connues seulement par des femelles soient thélytoques (voir par exemple TAYLOR, 1963 : 764) était accueillie avec scepticisme par les herpétologistes. Pourtant, si les deux sexes vivent ensemble, la probabilité qu'un échantillon aléatoire de n individus ne comprenne qu'un seul sexe est de 2^{-n} , dans une espèce où la sex-ratio est normale. Comment, dans ces conditions, expliquer l'absence de mâles observée chez certains lézards sans faire appel à la parthénogenèse? Il fallait admettre, d'une part, que les mâles vivaient ailleurs que les femelles et, d'autre part, qu'eux seuls pouvaient vivre dans des endroits inaccessibles aux collecteurs (sinon, on aurait aussi des échantillons sans femelles, ce qui ne se produit pas). Ces postulats étaient-ils plus vraisemblables que l'unisexualité? Il fallut bien, à la suite des travaux de MASLIN (1966, 1968), confirmant ceux de DAREVSKY (1958, 1966), se rendre à l'évidence.

Nous sommes, pour notre part, en possession d'un échantillon de huit individus tous femelles d'une espèce malgache inédite du genre *Lygodactylus*. La probabilité qu'elle soit parthénogénétique est élevée, puisque 2^{-8} est inférieur à 0.004. Nous dédions cette espèce à

Renaud PAULIAN, responsable scientifique de la recherche coopérative sur programme « Étude des écosystèmes montagnards de la région malgache » (RCP 225 du CNRS, 1970-1973) grâce à laquelle elle a pu être récoltée.

Lygodactylus (Lygodactylus) pauliani sp. nov.

(Fig. 1-4)

HOLOTYPE : 1 femelle (MNHN 1990.7 de la collection du Muséum national d'Histoire naturelle, précédemment BP 28.81 de la collection des auteurs) à corps de 33 1/4 mm, à queue régénérée après le 10^e verticille (longue néanmoins de 34 2/3 mm) et à 11 écailles homologues des écailles porifères mâles. Terra typica : Ambatomenaloha (1600 m), dans la région sommitale centrale quartzitique du massif de l'Itremo, à 75 km à l'ouest d'Ambositra. Charles BLANC coll., 6 janvier 1973.

PARATYPES : 4 femelles adultes (MNHN 1990.14 à 1990.17) (précédemment BP 23-24.81 et 26-27.81 dans la collection des auteurs) et une juvénile (MNHN 1990.18) (BP 31.81), capturées au même endroit et le même jour que l'holotype.

AUTRES SPÉCIMENS : 1 femelle (MNHN 1990.201) (BP 22.81), Charles et Françoise BLANC coll., à 5 km au nord d'Ambatomenaloha, 11 janvier 1973 ; 1 femelle (1990.202) (BP 14.81), mêmes collecteurs, col d'Itremo (1700 m) à 6 km à l'ouest, 12 janvier 1973.

Les habitats sont bien différents dans les trois lieux de capture.

A Ambatomenaloha, les lygodactyles ont été récoltés sous des pierres posées à plat sur des empilements de dalles (quartzites à faciès itacolumitique). Les rochers affleurants, recouverts de lichens, prédominaient, ménageant de petites zones herbeuses piquetées d'arbustes et buissons des genres *Philippia*, *Agauria*, *Cussonia*, *Vaccinium* et *Streptocarpus*.

A 5 km au nord, MNHN 1990.201 a été capturée, entre 1550 et 1600 m, dans la forêt dense de la rivière Antsirakambiary : forêt sempervirente, de type oriental, riche en palmiers, bambous, *Pandanus* et *Podocarpus* dans le thalweg, passant brusquement sur les pentes à une forêt sclérophylle avec *Uapaca*, *Sarcolena*, *Agauria*, *Chrysalidocarpus*, et à des formations arbustives à *Xerophyta* sur les barres rocheuses.

Près du col d'Itremo, enfin, il s'agissait d'une formation herbacée, riche en graminées (*Trachypogon*, *Loudetia*) sur sol sableux grossier : la femelle MNHN 1990.202 y a été trouvée sous des pierres plates, éparses parmi les herbes.

DIAGNOSE : *Lygodactylus pauliani* appartient au phylum Occidental (voir PASTEUR, 1964) des lygodactyles malgaches. Il en est l'unique espèce présentant des écailles ventro-caudales rangées en quinconce, sans motif périodique médian (fig. 2). En outre, c'est la seule de ce supergroupe d'espèces à combiner la mentonnière de *L. tolampyae* avec l'écaillure postmentonnière de *L. verticillatus*.

Chez *Lygodactylus tolampyae* (Grandidier), les sutures internes de la plaque mentonnière sont le plus souvent suivies, l'une et l'autre, d'un long contact de cette plaque avec la première labiale inférieure. Dans la superespèce *Lygodactylus verticillatus* Mocquard, l'écaillure qui fait suite à la plaque mentonnière est constituée de plaques polygonales et, typiquement, bien symétriques.

Une clé de détermination des lygodactyles malgaches est en préparation.

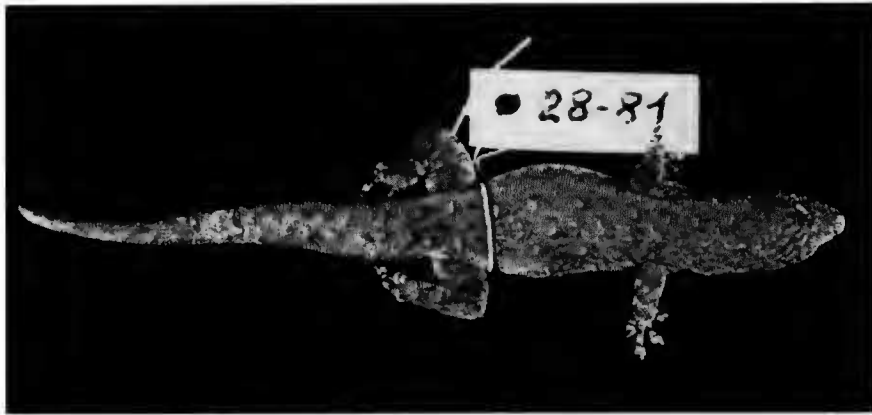


FIG. 1. — *Lygodactylus (Lygodactylus) pauliani* sp. nov., holotype ♀ (MNHN 1990.7), vue dorsale.

DESCRIPTION DE L'HOLOTYPE¹

Mentonnière tripartite, l'indice des sutures intramentonnières étant de 0,52 et l'ex-mentonnière interne étant en contact avec la première infralabiale à gauche mais pas à droite (fig. 2). Trois PM, cinq PPM et sept PPPM, la postmentonnière centrale étant hexagonale et le tout remarquablement symétrique pour un lygodactyle (fig. 2). La taille des écailles gulaires décroît graduellement (fig. 4). Sept et huit labiales supérieures, six inférieures. Une postnasale en contact avec la narine sous la supranasale, soit une formule nasale $L + R + 3$; pas de granule internasal, les naso-rostrales se touchant; trois antémuselières; postnasorostrales grandes. Présence d'une expansion palpébrale modérée, une rangée d'une dizaine de granules supraoculaires étant élargis en écailles. Au-dessus et en avant de chaque épaule, groupe de trois granules coniques blanchâtres, dont un plus grand que les granules brunâtres environnants. Tous les granules dorsaux mousses; 221 entre la rostrale et le premier verticille caudal. Autour du milieu du tronc, 91 écailles. Pas de files d'écailles saillantes le long des flancs. Onze homologues de porifères; neuf écailles sagittales entre le rang porifère et la fente cloacale, leur taille décroissant à partir de la cinquième. Sole adhésive comprenant, sous les grands doigts et orteils, quatre paires de lamelles adhésives (le contour de celles-ci arrondi dans les trois paires distales et légèrement sigmoïde dans la proximale) et une lamelle basale impaire à sillon médian peu ou pas adhésive. Dix lamelles impaires moins larges entre cette dernière et la base de l'orteil IV; « phalange libre » de celui-ci à quatre écailles ventrales. Pouce griffu. Pas de tubercules latéro-ventraux en arrière des cuisses; seize écailles latélobaires (entre la base des cuisses et le premier verticille caudal).

Queue avec dix verticilles distincts dorsalement avant le régénérat, le premier avec cinq écailles médianes, les deux suivants six, les autres sept. Écailles ventrales petites, quatre médianes sous la plupart des verticilles, une fois cinq, sans périodicité; elles ne dessinent aucun motif se répétant avec les verticilles.

1. Voir nomenclature dans PASTEUR, 1964.

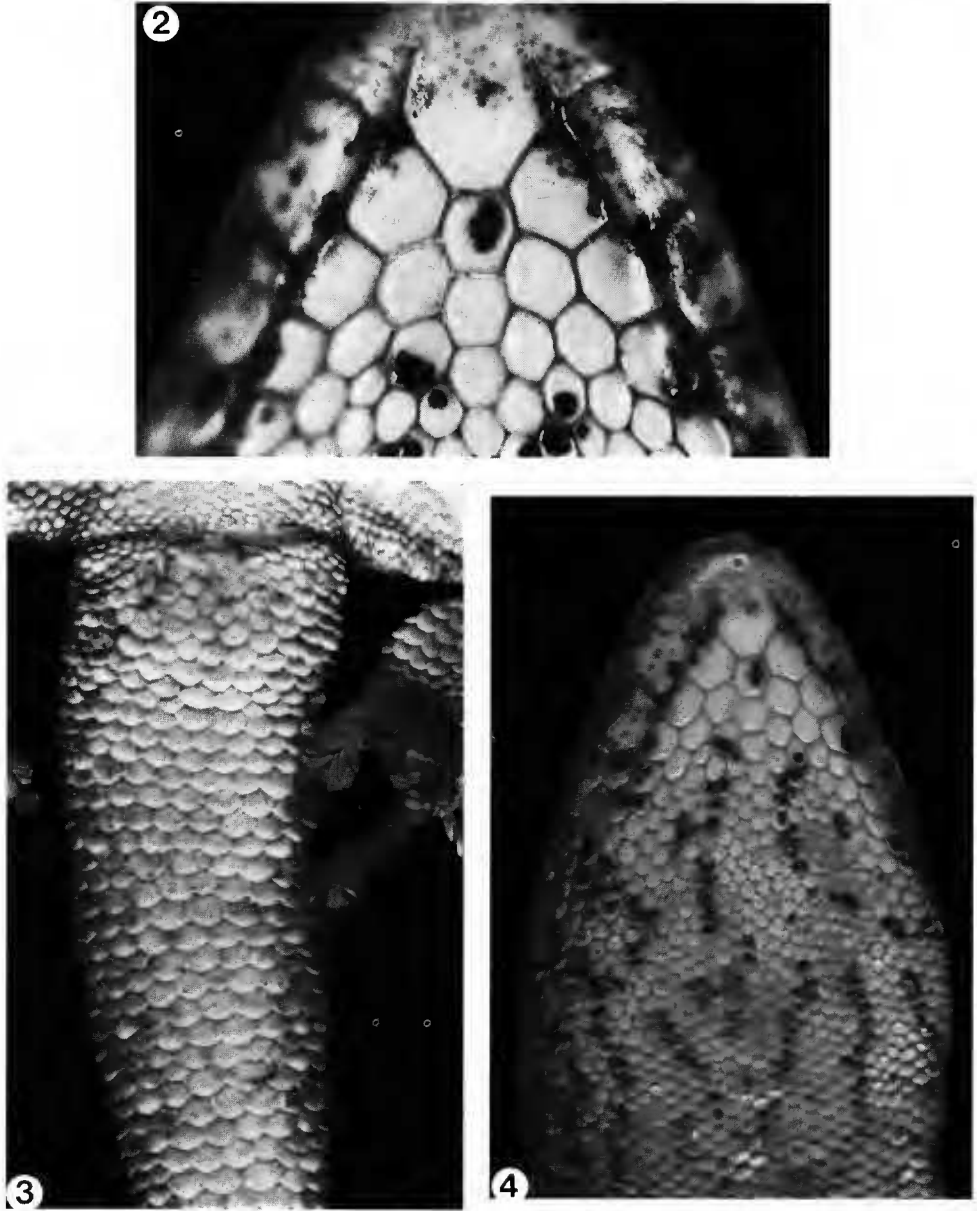


FIG. 2-4. — *Lygodactylus (Lygodactylus) pauliani* sp. nov., holotype ♀ (MNHN 1990.7) : 2, écaillure du menton ; 3, partie proximale de la queue en vue ventrale ; 4, gorge.

Pigmentation : Face dorsale à fond gris sur lequel se distinguent quelque vingt taches arrondies gris clair, composées de sept à onze granules, chacune bordée antérieurement d'un arc brun à beige; les deux de la base de la queue sont plus intensément colorées, mais ne couvrent pas plus d'écailles. Pas de discontinuité entre le dos et les pattes, dont la coloration est semblable (fig. 1). Face ventrale blanchâtre, la gorge plus franchement blanche, ornée (fig. 4) de vermiculations brunes à noires de la largeur d'une écaille.

VARIATION INDIVIDUELLE

Le symbole *t* désigne la valeur obtenue dans le traditionnel « test de Student » de comparaison des moyennes deux à deux. Un chiffre en indice de *t* rappelle le nombre de degrés de liberté; en indice de *P*, la probabilité de l'hypothèse nulle, il indique le nombre de données.

Taille : Corps 27 ½ mm (MNHN 1990.17) à 36 mm (1990.14) chez les huit adultes. Aucune queue n'est complètement originelle, et seule celle de l'holotype semble avoir achevé la régénération de sa partie perdue et autoriser une mesure fiable : celle d'une queue plus longue que le corps (voir plus haut).

Écaillage céphalique : Expansion palpébrale constante, éventuellement avec deux rangées superposées (MNHN 1990.14) de granules élargis. Narine en contact avec cinq écailles dans 17 cas sur 18 (L + R + 2 seulement à droite chez 1990.15). Un granule internasal dans sept cas contre un (l'holotype). Trois antémuselières dans sept cas contre un (quatre chez 1990.15). Indice des sutures intramentonnières des adultes : 0.25 — **0.516 ± 0.50** — 0.68 (7); du jeune : 0.125 ($t_6 = 2,78$, d'où $0,02 < P < 0,05$). Il n'est pas impossible que les porteurs de sutures intramentonnières très courtes soient éliminés par la sélection naturelle. Supralabiales six à huit, infralabiales six ou sept dans la série-type. Ex-mentonnière interne en contact avec IL₁ dans 17 cas sur 18 (le contact étant qualifiable de large à très large dans la moitié des cas). PM toujours trois, PPM parfois six au lieu de cinq, PPPM surtout sept mais jusqu'à dix. Les vermiculations et mouchetures observables sur la gorge sont ou bien brunes, ou bien de gris à noir; l'holotype (voir plus haut) en a des deux sortes.

Corps : 188 — **202,4 ± 3,9** — 221 granules rachidiens entre la rostrale et le premier verticille caudal. Si le génome de l'espèce permet le développement de mâles, on trouvera ceux-ci avec de neuf à onze pores préanaux. Les femelles de *Lygodactylus* présentent souvent moins d'homologues décelables que les mâles de leur espèce n'ont de pores : ici, du fait que seulement deux de nos huit spécimens tous femelles montrent moins de 9-11 homologues d'écailles porifères (sept chez MNHN 1990.201 et cinq chez 1990.14, le plus grand), nous pensons qu'il s'agit de différenciations imparfaites. Écailles ventrales du grand orteil peu variables, sauf quant à sa « phalange libre » qui peut en avoir seulement trois.

Queue : Les verticilles à sept écailles dorsales dominant chez les cinq sujets à queue originelle partiellement présente; leurs autres verticilles en ont six ou huit. Ventralement, chez les mêmes individus, quatre écailles médianes par verticille passant graduellement à cinq après le 10^e chez MNHN 1990.16 mais pas chez 1990.18 (ces deux individus ont 15 verticilles conservés). L'arrangement en quinconce est quelque peu irrégulier, jamais aussi parfait que chez les *Lygodactylus tuberifer* Boettger. La queue régénérée le copie, sans montrer d'écailles élargies ventralement.

VARIATION INTERPOPULATIONNELLE

Le spécimen du col d'Itremo (MNHN 1990.202) nous a frappés, à l'état frais en particulier, par ses bandes latéro-dorsales rousses et l'absence de taches grises à liseré antérieur foncé sur sa face dorsale. En fait, de telles taches existent chez lui, mais clairsemées et peu marquées. Il est en outre le seul, dans l'échantillon, à n'avoir pas de rangée de granules élargis dans son expansion palpébrale.

Curieusement, par ailleurs, les deux sujets isolés — les femelles 1990.201 de l'Antsirakambiary et 1990.202 du col d'Itremo — se distinguent ensemble de la série-type par les traits suivants : a) leurs trois postmentonnières sont en fait deux plaques séparées par un granule, au lieu de trois plaques comme illustré par la figure 2 ; b) leurs narines sont réniformes plutôt qu'oblongues ; c) leurs labiales sont en moindre nombre, celui des inférieures pouvant se réduire à cinq. Chez MNHN 1990.201, on observe six supralabiales, avec l'ébauche d'une septième à droite ; en comptant pour la rangée droite six supralabiales et quart, la comparaison des moyennes avec la série-type donne $t = 2,119$ soit $P_{12} = 0,046$. L'opération similaire sur les infralabiales chez MNHN 1990.202 fournit $t = 2,483$, soit $P_{12} = 0,029$.

DISCUSSION

Le sous-genre *Lygodactylus* est représenté à Madagascar par deux supergroupes d'espèces, les phylums Occidental et Méridional de PASTEUR (1964). Jusqu'au présent article le phylum Occidental comprenait deux groupes d'espèces, celui de *L. verticillatus* et celui de *L. tolampyae*, partiellement sympatrides, et une espèce intermédiaire (*L. ornatus*), mâtinée des deux types bien qu'éloignée géographiquement, et dont le seul caractère original connu réside dans la pigmentation du mâle. Avec *L. pauliani* nous voyons apparaître une espèce non seulement intermédiaire elle aussi, on l'a vu plus haut à propos de sa diagnose, mais en outre bien plus originale avec les écailles ventrales de sa queue en quinconce, ne dessinant pas de motif périodique métamérique.

Chez les lygodactyles, les écailles sous-caudales en quinconce représentent le terme de l'évolution de l'écaillure caudale (PASTEUR, 1964, chap. IV). On discerne mal comment cet état pourrait résulter d'une hybridation entre les deux groupes d'espèces occidentaux : aucune de leurs formes ne l'annonce. Or, l'hybridation est communément à l'origine de la parthénogenèse des lézards (voir DAREVSKY *et al.*, 1985). On le voit, s'il faut souhaiter la conservation de *Lygodactylus pauliani* comme partie du patrimoine de la planète, il serait intéressant aussi de le retrouver pour vérifier s'il est thélytoque. Ce sera alors, si c'est le cas, la première espèce unisexuée de lézards trouvée à Madagascar. Elle s'ajouterait à la trentaine d'espèces de lézards unisexués connues, dont au moins cinq déjà dans la famille des Gekkonidés.

Que penser de la différenciation géographique dans notre échantillon ? Nous l'avons mentionnée pour être complets, conscients que les deux sujets isolés (MNHN 1990.201 et MNHN 1990.202) peuvent représenter de simples variants individuels. Si *L. pauliani* est hautement sédentaire, ils pourraient représenter de véritables mini-sous-espèces (à Madagascar, la diversification à l'échelle de l'espèce se produit fréquemment sur aire géographiquement très minime, voir PAULIAN, 1961). Si l'échange de gènes est important entre les trois

populations locales représentées, elles peuvent être des écotypes locaux (la dissemblance de leurs habitats le suggère ; est imaginable, en effet, une très forte sélection par l'habitat, pouvant opérer même au sein d'une seule population locale où deux des biotopes observés seraient côte à côte). Cela semble peu compatible avec l'absence d'écailles palpébrales élargies précisément chez l'individu du col d'Itremo : chez les lygodactyles, l'expansion palpébrale est liée aux habitats dénudés de haute altitude (PASTEUR, 1964).

Quoi qu'il en soit, si les phénotypes observés sont issus de clones, leur différenciation est plus significative qu'en cas de bisexualité : par essence, les clones mal adaptés n'ont pas la ressource de se combiner avec des gènes facilitant leur adaptation et ils sont éliminés.

TRAVAUX CITÉS

- DAREVSKY, I. S., 1958. — Natural parthenogenesis in certain subspecies of the rocky lizard, *Lacerta saxicola* Eversmann. *Dokl. (Proc.) Acad. Sci. USSR, Biol. Sci. Sect.*, **122** : 877-879.
- 1966. — Natural parthenogenesis in a polymorphic group of Caucasian rock lizards related to *Lacerta saxicola* Eversmann. *J. Ohio Herpetol. Soc.*, **5** : 115-152.
- DAREVSKY, I. S., L. KUPRIYANOVA et T. UZZELL, 1985. — Parthenogenesis in reptiles. *In* : *Biology of the Reptilia* (Carl GANS dir.). **15** : 411-526.
- MASLIN, P., 1966. — The sex of hatchlings of five apparently unisexual species of whiptail lizards (*Cnemidophorus*, Teiidae). *Am. Midland Nat.*, **76** : 369-378.
- 1967. — Skin grafting in the bisexual teiid lizard *Cnemidophorus sexlineatus* and in the unisexual *C. tessellatus*. *J. Expl. Zool.*, **166** : 137-150.
- PASTEUR, G., 1964. — Recherches sur l'évolution des lygodactyles, lézards afro-malgaches actuels. Institut Scientifique Chérifien, Rabat.
- PAULIAN, R., 1961. — La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines. Institut de recherche scientifique, Tananarive.
- TAYLOR, E. H., 1963. — The lizards of Thailand. *Univ. Kansas Sci. Bull.*, **44** : 687-1077.